FISIOLOGIA SENSORIAL

Felipe Viegas Rodrigues
Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP
rodrigues.fv@gmail.com

Editores responsáveis:
André Frazão Helene e Gilberto Fernando Xavier
Recebido 01out09 / Aceito 19out10 / Publicação inicial 30dez10

Resumo. Os receptores sensoriais existentes nos animais, ponto de contato entre o mundo externo e o sistema nervoso, permitem a captação e a transdução de todo tipo de estímulos ambientais, sejam ondas eletromagnéticas, ondas mecânicas ou moléculas (estímulos químicos). Os mecanismos de transdução das diferentes modalidades sensoriais serão revistos, juntamente com as regiões encefálicas envolvidas com o processamento primário dos estímulos ambientais, ainda evidenciando a relação do habitat e estilo de vida de diferentes organismos com seus sistemas sensoriais.
Palavras-chave. receptores, sistemas sensoriais, transdução.

SENSORY PHYSIOLOGY

Abstract. The sensory receptors existing in animals, contact point between the external physic world and the nervous system, allow uptake and transduction of all kind of environmental stimuli, be it electromagnetic waves, mechanic waves or molecules (chemical stimuli). Transduction mechanisms from different sensory modalities will be reviewed, along with the brain areas involved in primary processing of environmental stimuli, yet pointing relationships of habitat and life-style of different organisms with its sensory systems.
Keywords. receptors, sensory systems, transduction.

Introdução

O sistema nervoso de qualquer organismo pode ser modelado em sua forma mais simples como um sistema que possui entrada de dados (células receptoras), nenhum ou algum processamento do sinal (interneurônios) e um sistema de saída (células efetoras) (Fig. 1).

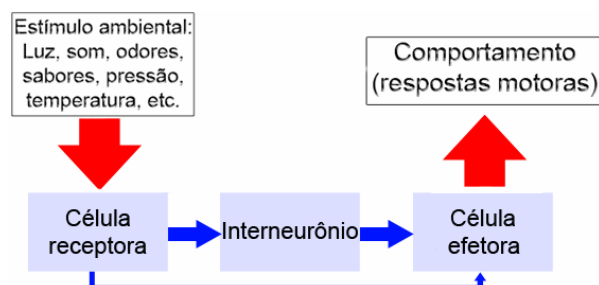



Figura 1 – Modelo simplificado do arranjo de um Sistema Nervoso.

O arranjo mais simples possível é chamado arcorreflexo, em que uma única célula recebe o estímulo em um ponto do organismo e diretamente atua como uma célula efetora. Esse arranjo já permite uma série de respostas comportamentais úteis à sobrevivência. Eventualmente, modificou-se para um arranjo com duas células: uma receptora e outra efetora, formando um arcorreflexo monossináptico (e.g. reflexo patelar). Ressalta-se que a comunicação entre as duas células já poderia representar uma forma de modulação do sinal e, portanto, flexibilizar o comportamento (Eckert, 1983).

Há ainda o arcorreflexo polissináptico, com pelo menos um interneurônio entre as células receptora e efetora. A existência do interneurônio nessa interface deu origem aos gânglios – acúmulos de corpos celulares de neurônios no organismo. Em última instância, o Sistema Nervoso Central (SNC) dos organismos é um gânglio (ou um grande conjunto deles).

A rede neural mais simples em organismos vivos é aquela encontrada nos Celenterados. O arranjo das células nervosas é difuso, com cruzamentos desordenados de axônios, e sem preferência de direção do estímulo conduzido. Em alguns Celenterados há um início de organização em direção a arcos-reflexo monossinápticos, que é presente em todos os outros organismos multicelulares (com tecido verdadeiro). Apesar disso, os arcos-reflexo polissinápticos são mais comuns.

As células receptoras, de agora em diante chamadas receptores sensoriais, são responsáveis por transduzir (isto é, transformar uma forma de energia em outra) o estímulo ambiental em um sinal elétrico que possa ser processado pelo SNC. Os receptores tendem a ser muito específicos e, somado ao arranjo no qual estão dispostos, respondem preferencialmente a um tipo de estímulo.

A luz tem excelentes propriedades direcionais e a maior velocidade de deslocamento conhecida, sendo muito fiel para retratar mudanças no ambiente, especialmente mudanças rápidas. Dois terços dos filos animais tem órgãos sensíveis à luz. Olhos (órgãos especializados para captação de luz) com formação de imagem existem em 6 dos 33 filos extantes (ainda existentes) de Metazoários, os quais representam aproximadamente 96% das espécies conhecidas atualmente, sugerindo que olhos contribuiram para o sucesso evolutivo (Fernald, 2008).

Mesmo animais que vivem em ambientes com baixas quantidades de luz apresentam olhos. Alguns mamíferos com hábitos noturnos são capazes de utilizar olhos para orientação no ambiente, mediante mecanismos de compensação das condições mínimas de luz. Gatos possuem um tecido refletivo na retina (chamado *Tapetum lucidum*), que faz com que a luz passe duas vezes por ela. Outros mamíferos, como os *Tarsius*, têm globos oculares extremamente grandes.

Apesar da vasta utilização da luz para orientação espacial e localização de presas, outras formas de energia e mesmo moléculas também permitem essas funções. É importante ressaltar que não há sistemas mais ou menos evoluídos (ou perfeitos), mas apenas aqueles mais adaptados a um determinado nicho (Futuyma, 2005).

Visão

A faixa de radiação eletromagnética utilizável pelos animais como luz é relativamente estreita (Fig. 2).

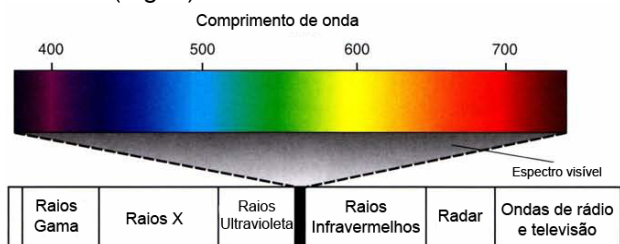



Figura 2 – Faixa de luz visível aos vertebrados (em destaque). Comprimento de onda em nanômetros. Modificado de Carlson (2004).

Fernald (1988) sugere que isso deve-se aos estágios inicias da evolução animal terem ocorrido na água, meio no qual acontece significativa redução de amplitude da radiação eletromagnética em comprimentos de onda acima do vermelho. O mesmo ocorre com comprimentos de onda abaixo do violeta, que, além disso, podem causar dano tecidual por alterações no DNA (Alberts, 2008).

Esses fatores devem ter sido determinantes para que a seleção natural favorecesse mecanismos bioquímicos nessa estreita faixa de radiação que hoje chamamos de luz visível. Mais tarde, algumas espécies de pássaros e insetos passaram a utilizar também comprimentos de onda na faixa do ultravioleta próximo.

Mecanismo de transdução

Mesmo alguns organismos unicelulares apresentam resposta à luz – uma simples fototaxia (movimento em direção à luz). Mas para que possamos enxergar, mais do que gerar uma resposta intracelular em resposta à luz precisamos formar uma imagem representativa do ambiente que nos rodeia. Isso só é possível nos organismos multicelulares e na presença de olhos.

Apesar das diferenças no formato e no funcionamento, o mecanismo básico envolve a captação da luz e a estimulação de fotorreceptores específicos. A molécula fundamental para esse processo é uma combinação entre opsina (uma proteína) e um carotenóide. Todo fotorreceptor possui essa combinação em suas membranas. A combinação mais encontrada, tanto em vertebrados como em invertebrados, é entre opsina e Retinal (uma molécula derivada da Vitamina A).

Essas moléculas se encontram em abundância nas dobras de membrana do receptor (uma a cada 5 nm em alguns receptores) e mudam sua conformação com a estimulação luminosa, provocando uma cascata bioquímica no interior da célula. Em última instância, há uma alteração da atividade eletrofisiológica do receptor, que é transmitida até o SNC.

Os invertebrados mais bem estudados com respeito ao sistema visual são os insetos. Eles possuem olhos compostos por unidades individuais chamadas omatídeos, cada qual com um receptor sensorial. Este é formado por um dendrito central de uma célula chamada excêntrica, rodeado por 6 a 12 células retinulares, as quais enviam uma densa profusão de microvilos em direção ao dendrito da célula excêntrica, formando o rabdômero (Fig.3).

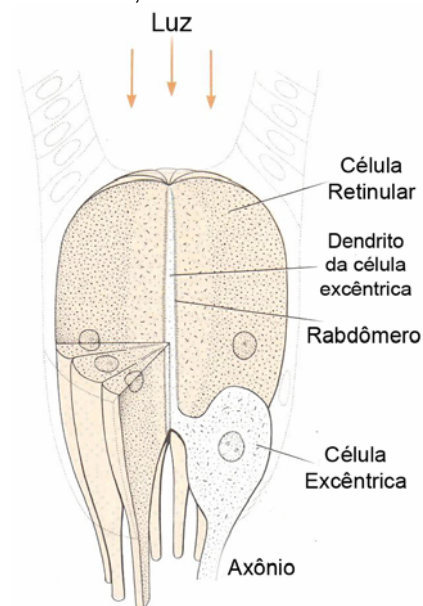



Figura 3 – Representação de um omatídeo do olho composto de invertebrado. Modificado de Eckert (1983).

A formação de imagem nesse tipo de olho se dá pela composição das diversas partes do campo visual captadas pelos diversos omatídeos, formando um mosaico. A quantidade de tipos de pigmentos visuais é bastante variável, com alguns crustáceos apresentando até oito diferentes pigmentos em seu sistema visual (Cronin, 2007).

Os vertebrados reúnem todos os receptores em um mesmo local (a retina, Fig. 4A), abrigados por uma câmara com entrada de luz controlada e intermediada por uma lente, um arranjo que permite a projeção de uma imagem invertida sobre a retina. A maioria dos grupos possui dois

tipos de receptores, cones e bastonetes (Fig. 4B). Primatas têm os cones concentrados na porção central da retina (fóvea), uma depressão formada pelo afastamento das camadas celulares superiores (Fig. 4B).

A fóvea é o ponto de maior acuidade visual, sendo processado por quase 50% do córtex visual primário (V1) (Fig. 5), ainda que responda por menos de 1% do campo visual. Essa discrepância de valores é resultado da extrema fidelidade com a qual as imagens desse ponto do campo visual são tratadas. Conforme se afasta do centro da retina em direção à periferia, menos cones e mais bastonetes são encontrados, com virtualmente nenhum cone nas regiões mais periféricas, o inverso do centro da fóvea.

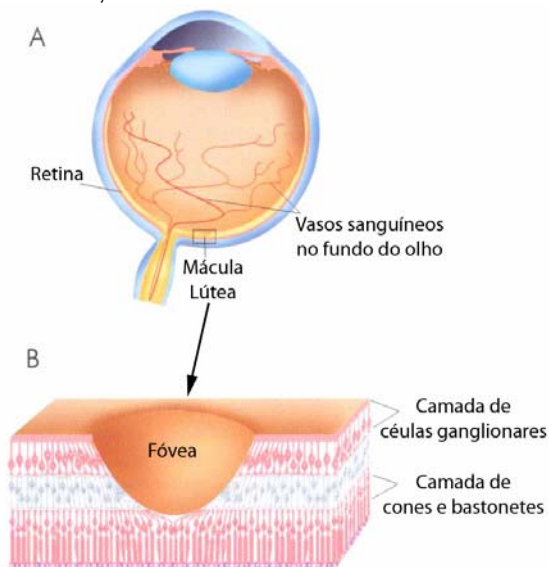



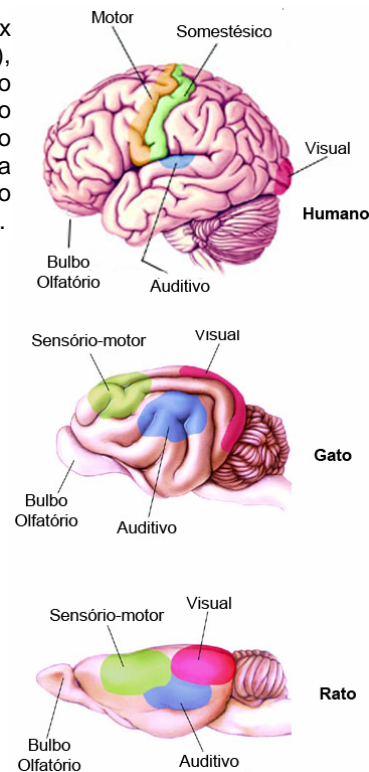
Figura 4 – (A) Olho em câmara de vertebrados. (B) Detalhe da fóvea no centro da retina, evidenciando algumas camadas celulares da retina. Modificado de Lent (2006).

Poucas generalizações podem ser feitas quanto ao envolvimento desses receptores na visão de cores e outras propriedades de uma imagem (e.g. brilho), dado que as variações entre os grupos são grandes. O comprimento de onda que será absorvido em cada receptor é também bastante variável.

A maioria dos primatas possui na retina dois tipos de cones (cada um com um pigmento) mais bastonetes (Casagrande e col., 2007). Alguns têm três tipos de cones, incluindo os humanos, e a habilidade de perceber cores se dá pela capacidade de comparar diferentes comprimentos de onda absorvidos por diferentes cones (Casagrande e col., 2007).

Os bastonetes são mais sensíveis à luz do que os cones (podendo responder a apenas um fóton – o equivalente à luz de uma vela a 1 km de distância), mas são de apenas um tipo, absorvendo preferencialmente comprimentos de onda próximos a 496 nm. Nessas condições, como em um quarto escuro, cones não respondem e percebemos o ambiente como imagens acinzentadas (ou simplesmente sem cor). Bastonetes são extremamente importantes para a detecção de bordas e movimento.

Neurônios com axônios longos, as células ganglionares (Fig. 4B), formam o nervo óptico que transmite a alteração da atividade eletrofisiológica resultante da estimulação dos fotorreceptores em direção ao V1 (Fig. 5).

Figura 5 - Córtex visual primário (V1), em vermelho, no córtex occipital do homem, do gato e do rato. Encéfalos fora de escala. Modificado de Bear e col. (1996).

Esse caminho, porém, não é direto. Há um cruzamento de parte das fibras que se dirigem ao SNC (Fig. 6). As células ganglionares da hemiretina temporal em ambos os lados não se cruzam e se projetam para o córtex ipsilatereal. As fibras da hemiretina nasal se cruzam no quiasma óptico e se projetam para o córtex contralateral. Dessa forma, toda a estimulação no hemicampo visual direito irá para o córtex esquerdo e vice-versa.

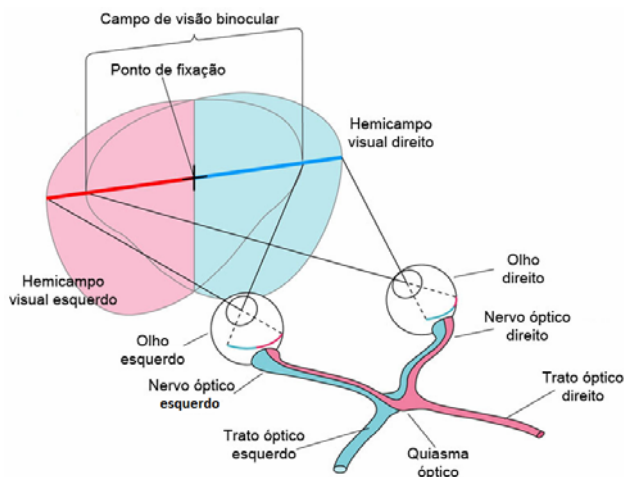



Figura 6 – Cruzamento das fibras do nervo óptico e hemicampos contemplados em cada hemisfério cerebral. Modificado de Bear e col. (1996).

Note que há uma extensa área de sobreposição dos campos esquerdo e direito (Fig. 6). É ela quem permite a visão binocular, responsável pela visão em profundidade e criada pela proximidade entre os dois globos oculares (voltados, portanto, para um mesmo lado da cabeça), algo constante em animais carnívoros. A grande maioria dos herbívoros, por outro lado, tem os olhos em lados opostos da cabeça, o que reduz sensivelmente a visão binocular, mas potencializa a visão em todas as direções, permitindo que esses animais percebam a aproximação de predadores independentemente do local para o qual eles estejam direcionados.

Após o cruzamento no quiasma óptico, todas as fibras projetam-se para o Tálamo nos vertebrados. Em mamíferos e passáros, mais especificamente, para o Núcleo Geniculado Lateral (NGL) e, em estrutura possivelmente homóloga, nos répteis (Dicke e Roth, 2007). Esse núcleo tem seis regiões citoarquitetônicas muito bem definidas em todos os primatas. As duas camadas mais inferiores possuem neurônios com corpos celulares grandes e trazem as informações vindas dos bastonetes: é a camada magnocelular. As outras quatro camadas, chamadas parvocelulares, têm neurônios com corpo celulares pequenos e trazem informações vindas de cones com pigmentos sensíveis a um comprimento de onda médio (comumente chamado de verde) e, em primatas possuidores de três cones diferentes, comprimento de onda longo (comumente chamado de vermelho). Entremeado nessas camadas, há células chamadas koniocelulares que trazem informações dos cones sensíveis a comprimento de onda curto (comumente chamado de azul) (Casagrande e col., 2007, Wässle, 2008).

Do NGL, a estimulação segue para V1 no córtex occipital, que tem um mapa retinotópico, isto é, tem uma região cortical para cada região na retina atendida pelo Campo Receptivo de uma célula ganglionar.

Campo Receptivo pode ser definido como a área de processamento de uma determinada unidade do sistema nervoso, onde unidade pode ser desde um receptor sensorial até um neurônio em regiões tardias de processamento no córtex associativo (e.g. neurônio em V4).

É, portanto, de substancial importância o tamanho dos campos receptivos das células ganglionares que levam a informação da retina até o SNC, pois eles determinam áreas de processamento cortical desiguais para as regiões periféricas. Lembrando que a região compreendida pela fóvea corresponde a quase 50% de V1, fica claro que a fidelidade entre célula ganglionar e receptor sensorial deve ser altíssima na fóvea (ou pelo menos na fóvea central, algo como 1:1 – menores campos receptivos) e que essa fidelidade deve ser bem reduzida nas regiões periféricas da retina, com cada vez mais células receptoras para cada célula ganglionar, i.e., maiores campos receptivos.

Essa organização privilegia regiões importantes para o comportamento (Kaas, 2007) e o arranjo é válido não só para a fóvea em primatas, mas também para as vibriças em ratos, audição em morcegos (especialmente frequências envolvidas com a ecolocalização), o nariz da Toupeira-nariz-de-estrela (*Condylura cristata*), entre uma diversidade de outros exemplos onde o refinamento no processamento da informação sensorial gerou vantagem adaptativa que fosse selecionada.

Audição

A cóclea é uma estrutura tubular enrolada sobre si mesmo (Fig. 7) com três câmaras internas chamadas escalas, preenchidas por líquidos de composições específicas (Carlson, 2005).

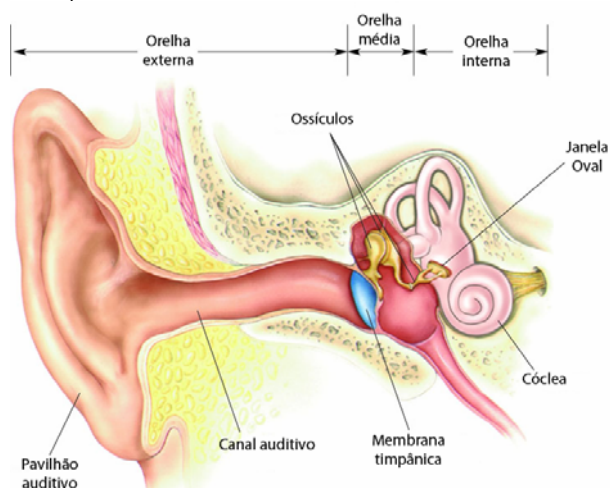



Figura 7 - Representação do sistema auditivo humano. Modificado de Bear e col. (1996).

O sistema auditivo humano está limitado a perceber freqüências entre 20 Hz e 20.000 Hz, devido a características implícitas à cóclea, mais especificamente, à membrana basilar dentro dela (Fig. 8), que não vibra com sons fora dessa faixa de frequências.

Diferentemente da visão, o intervalo de frequências captado por outros animais não é semelhante. Infra-sons (freqüências abaixo de 20 Hz) são utilizados por elefantes como forma de comunicação, podendo ser feita a quilômetros de distância (Garstang, 2004). No outro extremo, morcegos têm faixa de audição começando em 10.000 Hz e indo até cerca de 120.000 Hz. Os superagudos, freqüências acima de 10.000 Hz, têm comportamento extremamente direcional e reflexivo, características que se tornam ainda mais exacerbadas nos ultra-sons, freqüências acima de 20.000 Hz. Emitindo sons em torno de 60.000 Hz, os morcegos podem perfeitamente voar no escuro total, conseguindo desviar dos obstáculos presentes em seu caminho e até mesmo caçar presas em movimento (Vater e Köss, 2008). Eles utilizam-se do que chamamos

de sonar: um mecanismo de ecolocalização baseado na percepção da posição de objetos no espaço pela geração de um som e recaptura do mesmo após reflexão.

Mecanismo de transdução

Nos mamíferos, a energia sonora no ambiente chega até ao tímpano pelo canal auditivo, parte da orelha externa (Fig. 7). Essa energia, com todas as suas características de frequência e intensidade, é transmitida pelo tímpano aos ossículos da orelha média (martelo, bigorna e estribo), que farão a transmissão para a janela oval na cóclea, integrantes da orelha interna. A interação existente entre os três ossículos causa uma amplificação de até 1,6x na energia sonora que recebemos e a diferença de área entre o tímpano e a janela oval outra de 20x, resultando em um ganho em amplitude de 32x aproximadamente.

A vibração transmitida à janela oval é então transferida para os líquidos internos da cóclea e para a membrana basilar. Como a cóclea é um tubo inextensível, a Janela Redonda funciona como uma válvula de escape, permitindo a movimentação dos líquidos internos e vibração nas membranas.

Diferentes regiões da membrana basilar são mais sensíveis a freqüências distintas. Sons agudos – altas freqüências – causam a vibração de suas porções iniciais. Sons médios, no meio, e sons graves – baixas freqüências – no final da cóclea. Tais constatações não significam que um som fará com que só aquela região vibre. Pelo contrário, o som causará vibração por toda a membrana basilar, mas ela será muito pequena fora do ponto de ressonância, especialmente em sons agudos, não alterando a atividade eletrofisiológica dos receptores em outros pontos da membrana.

Os mecanorreceptores, células ciliadas responsáveis pela transdução da energia sonora em impulsos nervosos, localizam-se no órgão de Corti e seus cílios encontram-se imersos na membrana tectorial, uma estrutura rígida e fixa (Fig. 8). A vibração da membrana basilar causa o deslocamento da base do órgão de Corti, mas não dos cílios dos mecanorreceptores, o que gera um movimento relativo da célula em relação aos cílios.

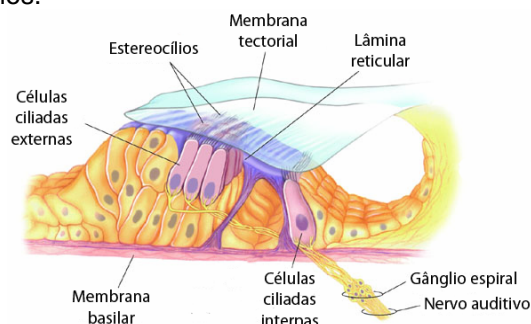



Figura 8 – Representação esquemática do órgão de Corti. Modificado de Bear e col. (1996).

Os cílios possuem canais iônicos de potássio que encontram-se parcialmente abertos em repouso, de forma que mesmo na ausência de som no ambiente o nervo coclear possui uma taxa basal de disparos de potenciais de ação. O movimento relativo dos cílios, bidirecional, leva a aumento do influxo de potássio, pelo estiramento da membrana em uma direção, e fechamento dos canais em outra, causando despolarização e hiperpolarização do potencial de repouso do receptor. Essa alteração na atividade eletrofisiológica modula a quantidade de neurotransmissor liberado na fenda sináptica e, consequentemente, a resposta dos neurônios ganglionares que integram o nervo coclear (Kandel e col., 2000).

As fibras nervosas que integram o nervo coclear não projetam-se diretamente para o Córtex Auditivo Primário (A1), mas passam por núcleos do tronco encefálico, onde há sinapses entre fibras provenientes de ambas as cócleas e importantes para processamento da origem de uma fonte sonora (ângulo da fonte em relação ao indivíduo). Assim como no sistema visual, todas as fibras atingirão o tálamo, mais especificamente o Núcleo Geniculado Medial (NGM) onde há novas sinapses para retransmissão da atividade eletrofisiológica para A1 (Fig. 9).

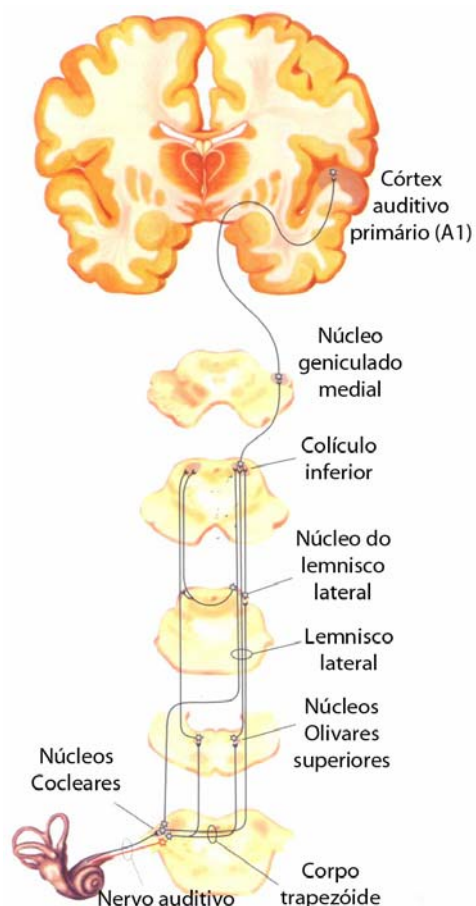



Figura 9 – Trajeto percorrido pelas fibras nervosas provenientes da cóclea até o córtex auditivo primário no cérebro. Modificado de Lent (2006).

Em mamíferos, com exceção do sistema olfatório, o Tálamo funciona como um retransmissor de toda informação sensorial que chega ao SNC. As sinapses que ocorrem nos diversos núcleos talâmicos tem importante função de integrar informações entre os diversos sistemas e de modular o sinal aferente, inclusive bloqueando estimulações irrelevantes do ambiente (Kandel e col., 2000), como o ruído constante de um ventilador.

As fibras que saem do NGM chegam até A1 formando um mapa tonotópico da membrana basilar da cóclea com frequências graves mais anteriores e as agudas mais posteriores. Esse arranjo permite o que é chamado "Princípio de Localização": uma determinada população de neurônios de A1 com sua atividade alterada indica fielmente uma determinada frequência de vibração na membrana basilar (Lent, 2006).

Sistema Vestibular

Associado às estruturas que permitem a audição, todos os vertebrados contam também com o sistema vestibular, com o qual podem perceber fenômenos de aceleração e postura corporal. Raramente mencionado, esse sistema deve ser considerado um sexto sentido dos organismos, tendo íntima relação com o sistema motor, permitindo correções posturais reflexas a estimulações bruscas e estabilização do olho durante a movimentação corporal (Graf, 2007).

O sistema é composto na maioria dos vertebrados por três canais semicirculares para percepção de acelerações angulares (rotações) e os otólitos (sáculo e utrículo), para acelerações lineares (Graf, 2007) (Fig. 10).

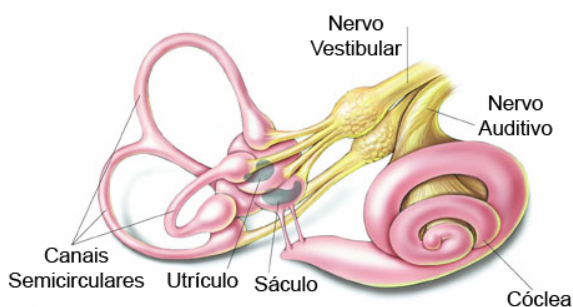



Figura 10 – Órgãos do equilíbrio no ouvido humano. Modificado de Bear e col. (1996).

A presença de três canais semicirculares surge nos gnastomados, pela adição do canal horizontal, ausente nos agnatas. Os canais são completamente preenchidos por líquido e contém uma dilatação (ampola) com células ciliadas semelhantes àquelas do Sistema Auditivo associadas a uma estrutura gelatinosa (cúpula) (Fig. 11).

Os movimentos de rotação do organismo causam o deslocamento do líquido em relação ao canal, resultando em movimentação da cúpula e despolarização e hiperpolarização das células ciliadas, como na cóclea.

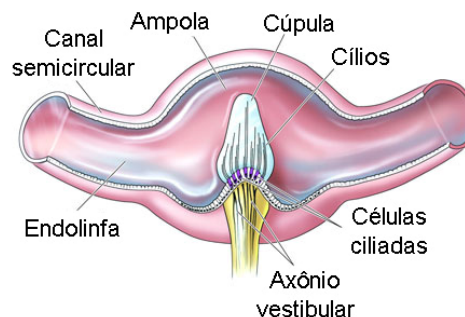



Figura 11 – Detalhe da ampola do canal semicircular e parte interna, com mecanorreceptores envoltos por uma cúpula. Modificado de Bear e col. (1996).

A maioria das projeções do nervo vestibular vai para um núcleo homônimo na medula, que posteriormente projetam-se ao tálamo e, então, ao córtex somestésico (Kandel e col., 2000). A ativação cortical gerada pelas informações do sistema vestibular possivelmente são utilizadas para gerar uma medida subjetiva de postura corporal e do mundo externo (Kandel e col. 2000).

Outras projeções seguem diretamente para o cerebelo. Interessantemente, algumas projeções vão para os núcleos dos nervos cranianos que controlam o movimento ocular (nervos cranianos III, IV e VI). Essas projeções permitem o reflexo vestíbulo-ocular que corrige o movimento dos olhos enquanto andamos ou simplesmente movimentamos a cabeça, permitindo a formação de imagens estáveis na retina. Pessoas com lesão no nervo vestibular têm sérias dificuldades em enxergar enquanto se deslocam (Carlson, 2005).

Somestesia

O sistema somatossensorial permite perceber estímulos na pele através de uma diversidade de receptores sensoriais especializados: modificações nas terminações de neurônios unipolares que alteram sua atividade eletrofisiológica pela pressão, temperatura ou dor. Além de se projetarem para o SNC, esses neurônios fazem conexões diretas com neurônios motores na medula para permitir reflexos e evitar eventuais danos à pele (em última instância, ao organismo) – um arcorreflexo monossináptico como o reflexo patelar.

As vibrissas de ratos e camundongos são também um importante órgão tátil, utilizado para se localizarem no ambiente e mais importantes do que os olhos, já que estes têm hábitos noturnos.

Termorreceptores, são extremamente importantes em mamíferos, que precisam manter sua temperatura regulada. Em serpentes da subfamília Crotalinae e da família Boidae esses receptores assumem função especializada, por estarem organizados em órgãos chamados Fossetas Loreais. Nesses órgãos encontram-se a maior concentração de termorreceptores conhecida no reino animal, permitindo que esses animais criem uma imagem detalhada do mapa

de temperatura do ambiente (Johnson e Reed, 2008), auxiliando (e provavelmente sendo mais importantes que) a visão na captura de presas.

Os estímulos somestésicos são levados ao córtex cerebral via tálamo (Núcleo Posterior Ventral - NPV), formando um mapa somatotópico do organismo no Córtex Somestésico Primário (S1) (giro pós-central do lobo parietal) (Fig. 5). O mesmo arranjo desproporcional entre periferia e representação cortical é encontrado em S1, com a ponta dos dedos, lábios e língua (em humanos) tendo os menores campos receptivos do sistema (e, portanto, as maiores áreas de processamento cortical). Os termorreceptores da Fosseta Loreal de serpentes são exceção, pois conectam-se diretamente ao encéfalo através do 5º (V) par de nervo craniano (Johnson e Reed, 2008).

Sentidos químicos

Olfação

As conexões neurais da via olfativa até o córtex sugerem que esse é um dos sistemas sensoriais mais antigos dos animais, embora tal afirmação ainda esteja em discussão (Eisthen e Polese, 2007).

É o único sistema que faz conexões diretas com o córtex cerebral, sendo o córtex olfatório definido como a soma de todas as regiões que recebem projeções diretas do bulbo olfatório, i.e., (1) núcleo olfatório anterior, (2) córtex piriforme, (3) parte da amígdala, (4) tubérculo olfatório e (5) parte do córtex entorrinal. Das últimas 4 regiões partem projeções para o tálamo, que envia projeções para o córtex orbitofrontal (apesar de conexões diretas do bulbo olfatório com o lobo frontal). Amígdala e córtex entorrinal enviam outras projeções para o hipotálamo e hipocampo, respectivamente (Kandel e col., 2000).

São as conexões com o lobo frontal que provavelmente nos permitem ter consciência dos cheiros ao nosso redor e as conexões com o sistema límbico, os comportamentos ligados à homeostase e às emoções (Lent, 2006).

O sistema olfativo é um bom exemplo de como o sistema sensorial mais importante a uma espécie dependerá das pressões seletivas. Cachorros não são capazes de enxergar em cores como nós enxergamos; por outro lado, são detentores de um olfato apuradíssimo, frequentemente sendo vistos farejando o chão atrás de algo que lhes interessa. Treinados, são hoje largamente utilizados para encontrar drogas em bagagens e pessoas soterradas em terremotos, sendo melhores que os humanos fazendo tais buscas visualmente. Tubarões também são fantásticos na detecção de odores, podendo perceber uma gota de sangue em dezenas de litros de água. O caso mais surpreendente, porém, é o das mariposas: os machos de algumas espécies são capazes de detectar concentrações de apenas uma molécula do feromônio de atração sexual da fêmea para até 10^{17} moléculas de ar. Isso se traduz em conseguir perceber uma fêmea a milhas de distância.

Feromônios são moléculas úteis a diversos comportamentos sociais intraespecíficos, da reprodução, como citado acima à trilhas de forrageamento em formigas (Ribeiro e col., 2009). Fatos como a coincidência do ciclo menstrual entre mulheres que moram juntas (Weller e Weller, 1995), o reconhecimento do próprio odor em relação ao de outros indivíduos (Porter e col., 1986 *apud* Martins e col., 2005) e a preferência por odores do sexo oposto (Martins, 2005) trazem indícios fortes de que esse mecanismo também exista em humanos. Alguns desses exemplos nos mostram que nem sempre precisamos estar conscientes de um estímulo para responder ao mesmo.

Gustação

A gustação está presente na maioria dos vertebrados e depende de receptores específicos na língua, que detectam cinco qualidades: amargor, acidez, doçura, salinidade e umami. Há claras razões adaptativas para a seleção de tais receptores. Curiosamente, felinos não possuem receptores para doçura (Carlson, 2005).

Os animais tendem a ingerir rapidamente tudo o que é doce ou salgado; doçura indica presença de açúcares, claramente um alimento. Já receptores para sal, indicam a presença de cloreto de sódio, extremamente importante para o equilíbrio eletroquímico do organismo. Por outro lado, substâncias amargas ou azedas serão evitadas. Acidez é um indicativo de decomposição, resultado da ação bacteriana. Já o amargor é um excelente indicativo da presença de alcalóides potencialmente venenosos produzidos por plantas. Umami é um sabor relacionado à presença de glutamato monossódico, substância naturalmente presente em carnes, queijos e alguns vegetais. Um sexto tipo de receptor poderia também detectar a presença de ácidos-graxos nos alimentos; de fato, trabalhos recentes indicam respostas celulares causadas pela presença de ácidos-graxos específicos (Gilbertson e col., 1997 apud Carlson, 2005).

As vias neurais da gustação se dão através do núcleo posteromedial ventral do tálamo para a base do córtex frontal e para o córtex insular. Outras projeções se dão para a amígdala e hipotálamo. Sugere-se que a via hipotalâmica sirva para mediar efeitos reforçadores de sabores doces e salgados.

Outros sentidos

O repertório de estimulações físicas que servem à orientação não se limita àquelas que podemos perceber. Insetos conseguem se guiar pelo sol mesmo quando há nuvens no céu impedindo luz direta. Isso é possível pelo arranjo dos microvilos no rabdômero do omatídeo (Fig. 3), formando um ângulo de 90° uns com os outros. A estimulação pela luz é até seis vezes

maior nos microvilos que estão paralelos à orientação do vetor de polarização da luz.

Alguns peixes têm células eletrorreceptoras que são modificações de células ciliadas da linha lateral. Essas células podem captar correntes elétricas produzidas por tecidos ativos de outros peixes próximos (e.g., coração) mesmo que eles estejam enterrados sob a areia do fundo do lago ou oceano, um mecanismo frequentemente utilizado por elasmobrânquios. Outros peixes são capazes de produzir uma corrente elétrica fraca, através de uma série de despolarizações sincronizadas das células de seu órgão elétrico. A corrente gerada flui da parte posterior para a anterior do peixe e qualquer material próximo que tenha uma condutividade diferente daquela da água causará uma alteração no campo elétrico, sendo detectado.

A própria linha lateral de peixes e anfíbios é um órgão sensorial. Ela está ausente nos grupos superiores de vertebrados e é extremamente adaptativa ao ambiente em que esses organismos vivem. Por outro lado, o mecanismo receptor presente ao longo da linha lateral é uma célula ciliada como aquela descrita para os órgãos de audição e equilíbrio, sendo homólogo entre todos os grupos (Graf, 2007). Mais do que isso, as interrelações com outros mecanorreceptores podem ser traçadas até o nemátoda *Caenorhabiditis elegans*, passando pelas drosófilas e apontando para um desenvolvimento evolutivamente precoce desses receptores (Graf, 2007).

O campo magnético terrestre também parece ser um estímulo utilizado por alguns animais para orientação e deslocamentos de longa distância; entre eles: aves migratórias, pombos-correio (uma variação do pombo-comum) e as tartarugas-marinhas. Há críticas à existência da magnetorrecepção, mas os experimentos que a refutam parecem apenas falhar em detectá-la e não invalidam a existência do mecanismo. Além disso, de fato, tais animais possuem partículas de magnetita inervadas na região do osso etmóide (crânio) (Freake e col., 2006). Eckert (1983) relata evidências de que ele possa existir em salamandras, enguias e até mesmo bactérias.

Conclusões

Os mecanismos sensoriais empregados pelos organismos são consequência direta das pressões seletivas que um ambiente pode gerar. Não há melhores órgãos ou sistemas, mas apenas aqueles mais bem adaptados. Estes fenótipos são alvos do processo de seleção natural (Darwin, 1859, 1997).

Esse processo é claramente sugerido na comparação entre grupos, que revela soluções muito semelhantes, ainda que elas sejam análogas entre espécies. Estímulos como a luz, disponível na em toda a superfície terrestre, tornaram possível o desenvolvimento independente de órgãos fotorreceptores nos mais diversos grupos.

Para alguns organismos, como as serpentes, a estimulação química associada à termorrecepção, parece ter se mostrado suficiente, ou talvez até mais adaptativa em seu nicho, para a captura de presas.

A comparação da organização do sistema nervoso de diferentes espécies de mamíferos faz a mesma sugestão ao revelar áreas de processamento cortical de tamanhos proporcionalmente diferentes conforme maior ou menor importância de tipo de estímulo para a espécie. A Toupeira-nariz-de-estrela (*Condylura cristata*), já anteriormente citada, possui três níveis de processamento cortical somestésico, diferentemente de outras toupeiras que possuem apenas dois níveis (Catania, 2007). No entanto, ela é a única espécie que depende integralmente da informação somestésica para encontrar alimento.

Da mesma forma, ainda que duas espécies tenham órgãos análogos ou mesmo homólogos, é possível que a percepção gerada pelos estímulos ambientais seja diferente, dado que a área cortical dedicada a um determinado sistema pode variar imensamente (Catania, 2007).

É provável ainda que existam outras formas de percepção de estímulos, por receptores sensoriais ainda não identificados. Nosso conhecimento atual sobre sistemas sensoriais nos mostra que qualquer observação comportamental merece uma postura cautelosa na busca de quais estímulos estão moldando um determinado comportamento e quais são as pressões seletivas sobre uma população.

Agradecimentos. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Prof. Dr. André Frazão Helene pelos ricos comentários ao texto.

Bibliografia

Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter. P. (2008) Molecular biology of the cell. Ed. Garland science, Taylor & Francis Group, New York, NY. 5ª ed. 1601 p.

Bear, M. F.; Connors, B. W. e Paradiso, M. A. (1996) Neuroscience: exploring the brain. Ed. Williams & Wilkins. Baltimore, MD. 666 pp.

Carlson, N. R. (2004) Foundations of physiological psychology. Ed. Allyn & Bacon, Boston, MA. 592 pp.

Casagrande, V. A.; Khaytin, I. e Boyd, J. (2007) The evolution of parallel visual pathways in the brains of primates. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Catania, K.C. (2007) Epigenetic Responses to a Changing Periphery – Wagging the Dog. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Cronin, T.W. (2007) Evolution of Color Vision and Visual Pigments in Invertebrates. In: Kaas, J.H., Striedter,

G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Darwin, C. (1859, 1997) On the origin of species. Ed. Electric Book Company, London, UK. 421 p.

Dicke, U. and Roth, G. (2007) Evolution of the Amphibian Nervous System. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Eisthen, H.L. e Polese, G. (2007) Evolution of vertebrate olfactory subsystems. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Eckert, R. (1983) Animal physiology – mechanisms and adaptations. Ed. W. H. Freeman and Company New York, NY. 2nd ed. 830 pp.

Fernald, R.D. (1988) Aquatic Adaptations in Fish Eyes. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N., Tavolga, W.N. (eds) (1988) Sensory Biology of Aquatic Animals, pp. 185–208. Springer. *apud* Fernald, R.D. (2008) Evolution of vertebrate eyes. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.

Fernald, R.D. (2008) Evolution of vertebrate eyes. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.

Freake, M.J.; Muheim, R. e Phillips, J.B. (2006) Magnetic maps in animals: a theory comes of age? The Quarterly Review of Biology 81(4):327-347.

Futuyma, D.J. (2005) Evolution. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 633p.

Garstang, M. (2004) Long-distance, low-frequency elephant communication. J Comp Physiol A 190: 791–805

Gilbertson, T. A., Fontenot, D. T., Liu, L., Zhang, H., Monroe, W. T. (1997) Fatty acid modulation of K+ channels in taste receptor cells: gustatory cues for dietary fat. Am J Physiol. 272(4 Pt 1) *apud* Carlson, N. R. (2004) Foundations of physiological psychology. Ed. Allyn & Bacon, Boston, MA. 592 pp.

Graf, W. M. (2007) Vestibular system. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Johnson, J.I. e Reed, R.L. (2008) Specialized somatosensory systems. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Kaas, J. H., Gardner, E.P. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 6. 404 p.

Kaas, J.H. (2007) Reconstructing the organization of neocortex of the first mammals and subsequent modifications. In: Kaas, J.H., Striedter, G.F., Bullock, T.H., Preuss, T.M., Rubenstein, J., Krubitzer, L.A. (2007) Evolution of nervous systems – a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. 2.000 pp.

Kandel, E.R., Schwartz, J.H. e Jessell, T.M. (2000) Principles of neural science. Ed. McGraw-Hill, New York, NY. 4ª ed. 1414 p.

Lent, R. (2006) Cem bilhões de neurônios. Ed. Atheneu, Rio de Janeiro, RJ. 698 pp.

Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., Wysock, C. W. (2005) Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation Psychological Science 16(9):694-701.

Porter, R.H., Balogh, R.D., Cernoch, J.M., e Franchi, C. (1986). Recognition of kin through characteristic body odors. Chemical Senses, 11:389–395 *apud* Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., Wysock, C. W. (2005) Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation Psychological Science 16(9):694-701.

Ribeiro, P.L., Helene, A.F., Xavier, G., Navas, C., Ribeiro, F.L. (2009) Ants can learn to forage on one-way trails PLoSone v. 4, p. e5024.

Vater, M. e Köss, M. (2008) The Bat Cochlea. In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.

Wässle, H. (2008) Decomposing a Cone's Output (Parallel Processing). In: Basbaum, A.I., Kaneko, A., Shepherd, G. M., Westheimer, G., Albright, T.D., Masland, R.H. (2008) The Senses: a comprehensive reference. Ed. Academic Press, New York, NY. Vol. 1. 614 p.

Weller, L. e Weller, A. (1995) Menstrual synchrony: agenda for future research. Psychoneuroendocrinology 20(4):377-383.